

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE PRESENTE A
L'UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
SYLVAIN LACASSE

DETERMINANTS DE L'ALIMENTATION
DE L'OMBLE DE FONTAINE, Salvelinus fontinalis.

Septembre 1991

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RESUME

L'alimentation de l'omble de fontaine présente une grande variabilité entre les populations habitant différents lacs du Plateau Laurentien. L'objectif de la présente étude était de produire des modèles empiriques qui pourraient expliquer cette variabilité inter-population dans la diète de l'omble, dans 37 lacs de la réserve Mastigouche en Mauricie. Pour ce faire, nous avons utilisé l'approche des régressions linéaires multiples pour prédire la proportion de différents types de proies dans l'alimentation de l'omble, en fonction de variables indépendantes comme la composition de la communauté de poissons, la taille des ombles, l'abondance et la taille du zooplancton, la morphométrie du lac, la physico-chimie, l'habitat thermique de l'omble, les caractéristiques des habitats littoraux et la date d'échantillonnage. Les variables dépendantes étaient respectivement la proportion (en poids) du zoobenthos, des amphipodes, du zooplancton, des pupes de diptères, des insectes nageants, des insectes terrestres et des poissons-proies dans les contenus stomacaux d'ombles de fontaine.

Nos modèles empiriques expliquent entre 30% et 88% de la variabilité dans l'alimentation de l'omble de fontaine. L'association d'espèces de poissons semble être le facteur le plus déterminant. La présence de meuniers noirs, de mulets à cornes, ou un indice de leur impact sur l'omble (par exemple la longueur moyenne ou la densité des cladocères) apparaissent dans 6 des 7 modèles de régression. L'omble mange moins de zoobenthos, sa nourriture préférée en allopatrie, lorsqu'il se retrouve en présence de compétiteurs, et plus de proies alternatives comme les insectes adultes, les pupes de diptères et les poissons-proies. La présence de meuniers noirs a un impact plus marqué que la présence de mulets sur la diète de l'omble. Les caractéristiques des habitats littoraux apparaissent aussi dans 6 des 7 modèles et semblent

particulièrement déterminantes dans le degré de piscivorité de l'omble, plus de poissons-proies étant mangés quand les refuges sont abondants. La date d'échantillonnage et un indice de productivité comme l'indice morphoédaphique sont aussi significatifs dans le déplacement de niche alimentaire du zoobenthos vers d'autres proies. Les autres variables indépendantes comme la morphométrie et la physico-chimie se retrouvent avec moins de régularité dans les modèles et ont une influence plus faible.

REMERCIEMENTS

J'aimerais d'abord exprimer ma reconnaissance envers mon directeur, M. Pierre Magnan, qui m'a fait confiance en m'accueillant dans son laboratoire et qui a su guider mon projet de maîtrise avec toute sa rigueur scientifique, tout en me laissant assez de latitude pour acquérir de l'expérience par moi-même.

Je voudrais souligner la contribution des nombreux étudiants du Département de chimie-biologie qui m'ont permis de réaliser les aspects techniques sur le terrain et en laboratoire dans les délais prévus. Je les remercie tous autant l'un que l'autre pour le sérieux et l'efficacité dont ils ont fait preuve; il s'agit de M. Daniel Courtois, M. Jean-François Duchesne, Mad. Nathalie Gélinas, Mad. Sylvie Gour, Mad. Elyse Harnois, M. Pierre Poirier et Mad. Louise Thiffault. Je remercie aussi M. Pierre East pour ses conseils techniques et M. Jean-Louis Benoît pour la préparation du matériel.

Je m'en voudrais de passer sous silence l'apport du Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, en particulier de M. Jacques Archambault, M. Côme Garceau et de Mad. Marlène Bellemare pour leur support logistique, tant au niveau des facilités sur le terrain que des arrangements au plan de pêche, et pour l'accès à certaines données de leurs dossiers. Je tiens à remercier aussi tous les employés de la réserve Mastigouche qui rendent agréable notre travail sur le terrain.

En dernier lieu, je voudrais remercier les membres du Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques pour leurs conseils (!), leur soutien (!!) et leur compréhension (!!!) au fil des deux dernières années.

TABLE DES MATIERES

	Page
RESUME.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIERES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
1) INTRODUCTION.....	1
1.1) Problématique et objectif général.....	1
2.1) L'approche des déterminants et des modèles empiriques en écologie..	3
2.1.1) Phytoplancton.....	5
2.1.2) Macrophytes.....	6
2.1.3) Zooplancton.....	7
2.1.4) Zoobenthos.....	8
2.1.5) Poissons.....	9
2) MATERIEL ET METHODES.....	13
2.1) Choix des lacs.....	13
2.2) Variables dépendantes.....	13
2.3) Variables indépendantes.....	15
2.4) Analyse statistique.....	20
3) RESULTATS.....	23
3.1) Alimentation de l'omble de fontaine.....	23
3.2) Déterminants de l'alimentation de l'omble de fontaine.....	23
4) DISCUSSION.....	31
5) REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	39

LISTE DES TABLEAUX

Tableaux	Page
1. Caractéristiques générales des lacs à l'étude.....	14
2. Composition de l'alimentation de l'omble de fontaine.....	24
3. Meilleurs modèles pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en zoobenthos dans l'alimentation des ombles de fontaine.....	26
4. Meilleurs modèles pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en zooplancton dans l'alimentation des ombles de fontaine.....	27
5. Meilleurs modèles pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en insectes adultes dans l'alimentation des ombles de fontaine.....	29
6. Meilleur modèle pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en poissons-proies dans l'alimentation des ombles de fontaine.....	30
7. Longueur moyenne, densité et biomasse des cladocères et des trois principaux genres (<u>Bosmina</u> , <u>Daphnia</u> et <u>Holopedium</u>) dans chaque type de communauté de poissons.....	35

1. INTRODUCTION

1.1 Problématique et objectif général

Les poissons présentent une grande flexibilité dans leur comportement alimentaire suivant la disponibilité de nourriture, la compétition, les risques de prédation et l'expérience (Dill 1983). Des études antérieures ont montré que l'alimentation des poissons pouvait varier chez une population au cours du jour ou de l'année (Keast et Welsh 1968; Hall et al. 1979; Johnson et Ringler 1980; Allan 1981; Magnan 1989), entre les individus d'une même population (Allan 1981; Ringler 1983) et chez un même individu, soit à long terme, au cours de l'ontogénie (Werner et Gilliam 1984) ou à court terme, d'heure en heure, de jour en jour (Ringler 1983). De nombreuses études ont aussi constaté la variabilité dans l'alimentation entre les différentes populations d'une même espèce (Martin 1966; Hansson 1985; Magnan 1988; Boisclair et Leggett 1989). Cependant, aucun travail n'a cherché à identifier les facteurs pouvant expliquer cette variabilité inter-population.

Il pourrait s'avérer utile de prédire la composition de l'alimentation de différentes populations de poissons car la taille et le type de nourriture peuvent influencer leur croissance et leur rendement. Par exemple, Boisclair et Leggett (1989) ont démontré que la contribution relative d'un type de proie ou d'une classe de taille de proie était corrélée au taux de croissance de la perchaude, Perca flavescens, alors que la quantité totale de nourriture ingérée, en poids, ne l'était pas. De plus, il est bien établi que des salmonidés piscivores ont une meilleure croissance que ceux qui se nourrissent de zoobenthos ou de zooplancton (Martin 1966; Campbell 1979; Garman et Nielsen 1982). Enfin, on note une croissance réduite et/ou des rendements inférieurs chez des poissons qui déplacent leur niche alimentaire des proies préférées vers des proies alternatives dû à la présence de compétiteurs ou de prédateurs (Werner et Hall 1976; Werner et al. 1983; Magnan 1988).

Des études réalisées dans les réserves Mastigouche et St-Maurice ont mis en évidence une grande variabilité dans l'alimentation de l'omble de fontaine entre les populations de différents lacs (voir Tableau 3, Magnan 1988). En général, l'omble de fontaine déplace sa niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton lorsqu'il se retrouve en sympatrie avec des espèces compétitrices introduites comme le meunier noir, Catostomus commersoni, ou le mulot à cornes, Semotilus atromaculatus. Cependant, il existe des exceptions à cette règle; certaines populations allopatriques se nourrissent d'une plus grande proportion de zooplancton alors que d'autres, même en présence de compétiteurs, continuent de s'alimenter surtout de zoobenthos. On constate aussi que dans certains lacs, les poissons-proies ou les insectes terrestres peuvent constituer une part importante et régulière de l'alimentation de l'omble de fontaine (East et Magnan 1991). Ces différents résultats suggèrent qu'il y a d'autres facteurs que la compétition interspécifique qui sont aussi déterminants dans leur alimentation. Magnan et Fitzgerald (1982) ainsi que East et Magnan (1991) laissent entrevoir que la productivité du lac et la présence de refuges, respectivement, pourraient jouer des rôles importants.

L'objectif de la présente étude était donc de produire des modèles empiriques qui pourraient expliquer cette variabilité dans l'alimentation de l'omble de fontaine dans 37 lacs oligotrophiques de la réserve Mastigouche (Québec). Dans cette optique, nous avons utilisé l'approche des régressions linéaires multiples pour relier l'alimentation de l'omble de fontaine à la présence/absence de compétiteurs et à d'autres variables qui pouvaient être jugées potentiellement déterminantes de sa diète.

1.2 L'approche des déterminants et des modèles empiriques en écologie

Deux types d'approche peuvent être utilisés pour faire des prédictions en écologie aquatique et plus spécifiquement ici, pour prédire l'alimentation d'une espèce de poisson. L'approche mécaniste (Lehman 1986; Schoener 1986; Persson et Diehl 1990) qui produit des modèles conceptuels, a été largement utilisée dans les deux dernières décennies (Ware 1973; Werner et Hall 1974; Confer et Blades 1975; O'Brien et al. 1976; Eggers 1977; Mittlebach 1981a; Werner et al. 1983; Butler et Bence 1984; Mills et al. 1986; Osenberg et Mittlebach 1989; Persson et Greenberg 1990). Bien que les modèles conceptuels soient absolument nécessaires pour comprendre comment un individu choisit une proie (causes proximales), ils sont souvent limités à un seul type de proie, retrouvé dans un microhabitat particulier, et ne tiennent donc pas compte de la diversité des options qui s'offrent à un prédateur en milieu naturel. Ces modèles sont développés en conditions de laboratoire en quantifiant des variables comme le temps de manipulation, le coefficient d'attaque, les coûts reliés à la manipulation et à la recherche des proies, la taille réelle ou la taille apparente, la densité et le contenu énergétique de différentes proies, pour être ensuite testés sur le terrain à partir de l'abondance et de la structure de taille des proies qu'on y trouve. Bien que ces modèles permettent d'arriver à d'assez bonnes prédictions en ce qui concerne l'utilisation de zooplancton, ils deviennent beaucoup moins efficaces quand on tente de prédire l'ingestion de proies vivant en milieu plus complexe comme le zoobenthos, le problème étant lié à l'extrapolation sur le terrain des temps de manipulation et des taux de rencontre estimés en laboratoire (Persson et Greenberg 1990). Il y a aussi l'approche empirique, basée sur les modèles de régressions linéaires multiples, qui a été surtout utilisée à ce jour pour prédire les effets des activités humaines sur l'eutrophisation et pour prédire les rendements en poissons (Rigler 1982; Peters 1986). Cette approche pourrait aussi servir à

identifier les facteurs qui influencent (directement ou indirectement) l'alimentation de différentes populations d'ombles de fontaine et à élaborer des hypothèses plus réalistes à propos de la sélection entre différents types de proies, par un prédateur utilisant différents habitats. Les modèles empiriques sont tout aussi valables que les modèles mécanistes si on les juge en fonction de leur performance de prédiction (R^2) plutôt que sur leur capacité à établir des liens de causalité (Dillon et Rigler 1974). Ils utilisent des variables plus simples à mesurer que les modèles mécanistes, une base de données extensive, et un critère d'évaluation de la performance des modèles (R^2) plus objectif (Peters 1986). À l'opposé, les modèles mécanistes ne font pas seulement des prédictions mais tentent aussi d'expliquer pourquoi ces prédictions fonctionnent (Rigler 1982).

L'approche empirique emploie une voie comparative. On doit d'abord identifier la variable pour laquelle on désire faire une prédiction. Puis on choisit une série de systèmes (lacs) qui diffèrent considérablement en rapport avec cette variable de façon à avoir une grande variabilité dans les valeurs de la variable dépendante. On identifie ensuite des variables indépendantes qui pourraient influencer la variable dépendante en se basant sur notre intuition, sur notre expérience, sur des hypothèses ou sur des études antérieures. Une fois que ces variables indépendantes prometteuses sont définies, on peut développer des modèles de régressions et ne retenir que les meilleurs modèles, en terme de pouvoir de prédiction (Rigler 1982; Peters 1986).

Les exemples qui suivent démontrent les nombreuses utilisations des modèles empiriques en milieu lentique contenus dans la littérature. En particulier, on a cherché à prédire la biomasse à différents niveaux fonctionnels (phytoplancton, macrophytes, zooplancton, zoobenthos) de même que les rendements, la richesse (nombre d'espèces), la croissance, l'abondance et le recrutement des poissons. D'autres modèles prédisent également des

variables dépendantes chimiques ou physiques mais on ne traitera que des variables biotiques ici (voir Peters 1986).

1.2.1 Phytoplancton

La transparence réduite de l'eau suite à la multiplication du phytoplancton est la conséquence la plus remarquée de l'eutrophisation des lacs. Une augmentation de la concentration de phosphore, généralement considéré comme le facteur limitant en eau douce, est en grande partie responsable de ce phénomène. On en a donc conclu qu'on pourrait prédire la biomasse de phytoplancton à partir d'un simple modèle «chlorophylle-a en fonction du phosphore total (PT)» (voir Nicholls et Dillon 1978). D'autres auteurs ont plutôt utilisé comme variable prévisionnelle (indépendante) la charge en phosphore (Vollenweider 1976; Oglesby 1977a; Schindler et al. 1978). Le but de tous ces modèles était de calculer à combien on doit limiter la charge ou la concentration de PT pour arriver à des niveaux de phytoplancton «acceptables» fixés par les gestionnaires (Vollenweider 1976). Cependant, ces modèles s'avèrent peu fiables dans un tel but d'aménagement puisque leurs intervalles de confiance sont larges. Cela peut s'expliquer de différentes façons. On a d'abord pointé les différentes méthodes d'analyse et d'échantillonnage du PT et de la chlorophylle comme cause possible (Nicholls et Dillon 1978; Kalff et Knoechel 1978). De plus, le PT et la chlorophylle ne sont pas nécessairement synonymes de «phosphore disponible» et de «biomasse phytoplanctonique» i.e. qu'il existe des formes de phosphore inutilisables par les algues alors que, pour une même unité de biomasse de phytoplancton, on peut avoir une grande étendue de valeurs de chlorophylle dépendamment de l'intensité lumineuse, des espèces présentes et de l'âge des cellules (Nicholls et Dillon 1978; Kalff et Knoechel 1978). Les lacs où l'eau se renouvelle très rapidement perdent une grande partie de leur production phytoplanctonique et par

conséquent, on en retrouve souvent moins que ce qui peut être prédit à partir de la charge en phosphore. Certains auteurs (Vollenweider 1976; Schindler et al. 1978) ont donc inclus le temps de résidence de l'eau dans leur modèle. On peut aussi calculer la charge en phosphore en fonction de la profondeur de la zone de brassage du lac plutôt qu'en fonction de l'aire ou du volume, puisque c'est la zone de brassage des nutriments qui est importante (Oglesby 1977a). D'autres ont développé le modèle «chlorophylle vs PT» en régression linéaire multiple en incluant la concentration d'azote totale (AT) (Smith 1982), la turbidité inorganique (Hoyer et Jones 1983), l'envahissement du lac par les macrophytes (Canfield et al. 1984) et la taille du zooplancton (Pace 1984) dans l'équation, de sorte que la variation dans les valeurs de chlorophylle est de mieux en mieux expliquée. De plus, on peut améliorer les prédictions si, au lieu de développer un seul modèle qui s'appliquerait à tous les lacs, on bâtit des modèles différents pour des groupes de lacs ayant des rapports AT/PT semblables (Prairie et al. 1989). Le cas de la prédiction du phytoplancton est unique si on le compare à ceux qui vont suivre en ce sens qu'on s'est attardé à améliorer le modèle de base plutôt qu'à en tester d'autres. Les quelques études ayant comparé plusieurs modèles ont conclu que le PT est un meilleur déterminant que les facteurs morphoédaphiques (Oglesby 1977a) ou l'azote (Prepas et Trew 1983).

1.2.2 Macrophytes

Un autre problème de l'eutrophisation concerne l'envahissement des lacs par les macrophytes. De nombreuses études ont tenté de prédire l'étendue et/ou la biomasse des plantes aquatiques, sans toutefois insister sur les mêmes déterminants. Les macrophytes sont limités davantage par le carbone inorganique dissous (CID) que par le phosphore ou l'azote comme le phytoplancton (Barko et al. 1986; Duarte et Kalff 1990). De plus, les facteurs morphométriques sont

plus importants pour les macrophytes que pour le phytoplancton (Duarte et Kalff 1986). Une pente prononcée réduit particulièrement la biomasse de macrophytes (Duarte et Kalff 1986; 1990) car les sédiments s'y accumulent moins, leur stabilité est réduite et leur grain est plus grossier (Hakanson 1977). Par le fait même, ces sédiments contiennent moins de nutriments (Jupp et Spence 1977). Aussi, l'exposition aux vents aurait un effet négatif sur les macrophytes soit directement, en endommageant les plantes ou indirectement, en créant de la turbulence dans les sédiments (Jupp et Spence 1977; Duarte et Kalff 1986). Des facteurs nutritionnels comme le pourcentage de matière organique dans les sédiments (Duarte et Kalff 1986) ou l'alcalinité (dont une des composantes majeures est le CID) (Duarte et Kalff 1990) viennent s'ajouter aux facteurs morphométriques dans des régressions multiples. Il faut cependant tenir compte que des facteurs différents vont influencer les macrophytes à différentes profondeurs. Par exemple, la transparence de l'eau affecte les macrophytes vivant en eau profonde alors que l'exposition aux vents et l'alcalinité influencent leur biomasse en eau peu profonde (Duarte et Kalff 1990). Aussi, on doit considérer à quel type de macrophytes on fait face (Duarte et al. 1986). Les macrophytes submergés sont plus influencés par l'irradiance sous l'eau alors que les macrophytes émergents sont plus affectés par des facteurs morphométriques comme la pente (Duarte et al. 1986). Si on combine l'ensemble des types de macrophytes, le régime de lumière en surface et sous l'eau devient déterminant (Duarte et al. 1986; Canfield et Duarte 1988). Ce dernier modèle a une meilleure application à l'échelle du globe.

1.2.3 Zooplancton

La prédiction des niveaux de chlorophylle et du rendement en poissons peut être améliorée en tenant compte du zooplancton. On a donc senti le besoin de développer des modèles empiriques pour prédire la biomasse de zooplancton

dans les lacs. Yan (1986), dans une revue des modèles antérieurs, conclut que les équations basées sur le PT (Hanson et Peters 1984) sont meilleures que celles incorporant la quantité de chlorophylle, la biomasse de phytoplancton, la température de l'eau ou la profondeur moyenne comme déterminants de la biomasse de zooplancton. Puis, en développant ses propres modèles, Yan (1986) a obtenu des résultats similaires avec le PT ou l'AT comme indicateurs. Deux raisons peuvent expliquer pourquoi le PT prédit mieux le biomasse de zooplancton que la chlorophylle. D'abord, le phytoplancton n'est pas la seule source de nourriture pour le zooplancton donc le PT est probablement une meilleure mesure des ressources utilisables (Yan 1986). De plus, le broutage du zooplancton va parfois réduire le phytoplancton alors qu'à d'autres moments, les nutriments ainsi relâchés vont stimuler le phytoplancton, donc la relation PT-zooplancton est probablement plus constante que la relation chlorophylle-zooplancton (Yan 1986). L'ajout du pH dans une régression linéaire multiple améliore la prédiction (Yan 1986), puisqu'il a été démontré que l'acidité réduit la diversité et la biomasse du zooplancton (Roff et Kwiatkowski 1977; Confer et al. 1983).

1.2.4 Zoobenthos

La biomasse de zoobenthos peut servir de déterminant pour prédire le rendement en poissons (Matuszek 1978; Hanson et Leggett 1982) mais il est difficile de la quantifier. On a donc cherché des déterminants du zoobenthos qui pourraient éventuellement être utilisés dans les modèles servant à prédire le rendement en poissons (Rasmussen et Kalff 1987). Les auteurs qui ont tenté de relier la biomasse de zoobenthos à la profondeur moyenne n'ont pas trouvé de relation linéaire mais plutôt une courbe en forme de «W» (voir Marshall et Ryan 1987). Hanson et Peters (1984) ont trouvé que le PT est un meilleur indicateur de la biomasse de zoobenthos que les facteurs morphométriques ou qu'un indice

de trophie comme la transparence de l'eau. Cependant, le pouvoir de prédiction du PT est moins bon ici que dans le cas du zooplancton, probablement parce que le zoobenthos dépend plus de sources allochtones (Hanson et Peters 1984). On doit aussi tenir compte que le zoobenthos est affecté par des facteurs différents dépendamment de la profondeur où il se retrouve. Rasmussen et Kalff (1987) ont donc séparé leur modèle selon trois zones: profonde, sub-littorale et littorale. Dans tous les cas, la quantité de chlorophylle est le meilleur déterminant parmi toutes les variables testées, étant même supérieure au PT. Des variables comme la pente et la couleur influencent négativement la biomasse d'organismes benthiques dans chacune des zones alors que d'autres variables sont plus spécifiques à une des trois zones. Rasmussen (1988) a par la suite cherché de meilleurs indices du zoobenthos pour la zone littorale puisque les modèles pour cette zone étaient nettement moins performants (Rasmussen et Kalff 1987). Dans une régression linéaire simple, la biomasse de macrophytes était la plus déterminante puisqu'ils fournissent substrat et nourriture au zoobenthos, tout en réduisant la turbulence dans les sédiments. Les meilleures régressions linéaires multiples incorporaient la pente et l'exposition aux vents (corrélées avec la biomasse de macrophytes) et la chlorophylle (Rasmussen 1988). On peut aussi ne considérer que le zoobenthos phytophile. Dans ce cas, la biomasse de certaines espèces de zoobenthos est liée à la biomasse de certaines espèces de macrophytes, alors que d'autres ne montrent pas de spécificité (Cyr et Downing 1988).

1.2.5 Poissons

La prédiction du rendement en poissons a depuis longtemps été un objectif des biologistes en aménagement. Un des premiers déterminants utilisé fut la superficie du lac qui est inversement corrélée aux prises par unité de surface (Rounsefell 1946). Par contre, on peut attribuer cette situation au fait que

les grands lacs subissent un plus faible effort de pêche par unité de surface (Carlander 1955) ou au fait qu'ils sont plus profonds que les petits plans d'eau (Hayes 1957). Rawson (1952) a donc obtenu une corrélation négative entre le rendement et la profondeur moyenne, en utilisant surtout des grands lacs. Dans une étude basée sur de plus petits lacs, les solides totaux dissous (STD) étaient meilleurs que la profondeur moyenne pour prédire le rendement (Northcote et Larkin 1956). Ryder (1965) a ainsi combiné ces deux dernières variables pour produire son indice morphoédaphique (IME) où $IME = STD / \text{profondeur moyenne}$, qu'il a utilisé comme déterminant du rendement. Les STD constituent un indicateur global des conditions édaphiques d'un lac (Ryder et al. 1974). Pour sa part, la profondeur moyenne représente l'importance de la zone littorale dans un lac. Les lacs profonds offrent aussi un plus grand facteur de dilution pour les nutriments et sont généralement plus froids. Leur grand volume d'eau sous la thermocline constitue une trappe pour l'énergie et les nutriments (Ryder et al. 1974; Ryder 1982). La relation n'est pas linéaire entre le rendement et l'IME puisqu'il existe une valeur optimale pour l'IME au-delà de laquelle le rendement en poissons diminue. Cela est attribuable au stress osmotique causé par la trop forte concentration de STD (Ryder et al. 1974). L'application de l'IME peut être étendue à l'échelle mondiale si on inclut une variable «température» dans le modèle (Schlesinger et Regier 1982). Ryder (1982) reconnaît que l'IME s'applique cependant mal au niveau infra-régional où un facteur morphométrique ou édaphique seul performe souvent mieux que leur combinaison.

Des contraintes d'homogénéité dans le choix des lacs ont été fixées par Ryder et al. (1974). Les mauvaises performances de l'IME dans certaines études peuvent donc être dues au fait que ces conditions n'ont pas été respectées (Ryder 1982). On peut aussi les attribuer au fait que dans les lacs influencés par l'activité humaine, les nutriments (ex: PT) sont augmentés en proportion

des autres solides dissous (Oglesby 1977b). Ceci explique pourquoi les études qui ont comparé plusieurs indices arrivent généralement à de meilleurs résultats en utilisant le PT (Hanson et Leggett 1982; Jones et Hoyer 1982), la chlorophylle (Jones et Hoyer 1982; Oglesby 1977b) ou la productivité primaire (Oglesby 1977b) qu'avec l'IME. Ryder (1982) admet lui-même que dans les lacs où le phosphore est limitant, celui-ci devrait remplacer les STD dans l'IME. On peut même utiliser un facteur biotique au numérateur (Ryder 1982), comme la biomasse de zoobenthos (Matuszek 1978; Hanson et Leggett 1982), les facteurs biotiques étant plus intimement liés au rendement que les facteurs abiotiques (Matuszek 1978). Peu importe l'indice utilisé, la précision des prédictions sera toujours meilleure si les lacs sont homogènes entre eux (Jones et Hoyer 1982). Cette même précision peut être augmentée en considérant le rendement d'une espèce en particulier plutôt que le rendement global de toutes les espèces (Matuszek 1978; Schlesinger et Regier 1983; Oglesby et al. 1987).

L'utilisation de rapports de variables comme l'IME (STD/profondeur moyenne ou STD/volume/aire) et le rendement (tonnage/aire) entraîne un autre problème soit celui des corrélations artificielles (Youngs et Heimbuch 1982; Schneider et Haedrich 1989; Jackson et al. 1990). Dans le cas présent, l'aire se retrouve à la fois du côté de la variable dépendante (rendement) et de la variable indépendante (IME). On peut faire disparaître ce problème en multipliant l'aire de chaque côté de l'équation de Ryder, utilisant donc comme variable dépendante le tonnage (kg/an) au lieu du rendement (kg/ha/an). Cette opération réduit cependant le pouvoir de prédiction (R^2) de l'IME et augmente les limites de prédiction (Schneider et Haedrich 1989). En fait, le meilleur déterminant devient alors la superficie du lac qui explique de 72 à 94% du tonnage ou des captures (Youngs et Heimbuch 1982; Ranta et Lindstrom 1989), les grands lacs produisant potentiellement plus de poissons. Depuis le travail de Youngs et Heimbuch, on a tendance à ne plus standardiser le tonnage et les captures par

l'aire lorsqu'on fait des modèles de régression.

Un autre déterminant, l'effort de pêche, peut expliquer de 70 à 90% du rendement, du tonnage ou des prises (Jenkins et Morais 1971; Goddard et al. 1987; Bayley 1988; Godbout et Peters 1988), ce qui n'a cependant pas d'utilité en terme de gestion du potentiel de pêche d'un lac (Ranta et Lindstrom 1989). Enfin, un modèle récent (Christie et Regier 1988) utilise la notion d'habitat thermique comme déterminant. Le rendement d'une espèce benthique peut être prédit à partir de l'aire du fond du lac qui est disponible à l'intérieur d'une certaine gamme de températures, optimales pour cette espèce. Le même principe s'applique pour une espèce pélagique mais à partir du volume d'eau (Christie et Regier 1988).

L'approche des déterminants peut servir non seulement à prédire le rendement en poissons mais aussi le nombre d'espèces (Matuszek et Beggs 1988), l'abondance (Trippell et Harvey 1987), la croissance (Ryan et Harvey 1977; Trippell et Harvey 1987; Boisclair et Leggett 1989), et le recrutement (Taylor et al. 1987). Tous ces exemples font ressortir le vaste champ d'application des modèles empiriques et le genre d'interprétation qu'on peut en tirer. En améliorant des modèles déjà existants par la réduction du pourcentage de variation non expliquée ($1-R^2$), on peut arriver à des modèles plus proches de la réalité. En général, les relations trouvées ne sont pas directes mais elles nous permettent de poser des hypothèses qui peuvent être testées à l'aide de modèles mécanistes par la suite, ce qui permet une croissance rapide des théories limnologiques (Peters 1986).

2. MATERIEL ET METHODES

2.1 Choix des lacs

L'étude a été réalisée dans la réserve Mastigouche, au nord de Trois-Rivières (45°73'N, 73°17'O). Trente-sept (37) lacs ont été choisis en se basant sur deux critères de stratification: le type de communauté de poissons et la taille des lacs. Douze (12) lacs contenaient une population allopatrique d'ombles de fontaine, 12 contenaient une communauté sympatrique d'ombles et de mulets à cornes et les 13 autres, une communauté sympatrique d'ombles et de meuniers noirs, de façon à avoir une représentation équivalente de chaque type de communauté. Des mulets à cornes et des mulets perlés, Semotilus margarita, peuvent aussi se retrouver dans les lacs à ombles et à meuniers mais leur présence est considérée comme négligeable puisque des captures au filet maillant dans trois de ces lacs ont révélé que leur biomasse relative n'est que de 1% (P. Magnan, données non publiées). Le ventre rouge du nord, Phoxinus eos, est présent dans la plupart des lacs (Magnan 1988). Dans chacune des communautés de poissons, les lacs ont été distribués le plus également possible selon cinq classes de superficie: 0-10, >10-20, >20-50, >50-100 et >100 ha. Les principales caractéristiques des lacs à l'étude sont données au Tableau 1.

2.2 Variables dépendantes

Une moyenne de 20 estomacs (13-25) par lac ont été prélevés sur des ombles de fontaine capturés par des pêcheurs sportifs entre le 1^{er} et le 30 juin 1989. Certains lacs offraient des rendements journaliers tellement faibles, particulièrement des lacs à ombles et à meuniers, qu'il a été impossible de recueillir le minimum de départ fixé à 20 estomacs par lac. Lors de leur enregistrement à l'entrée de la réserve, on remettait une glacière aux pêcheurs dans laquelle on leur demandait de conserver les ombles de fontaine sans les éviscérer. A leur retour, on notait la longueur totale des ombles et on

Tableau 1. Caractéristiques générales des lacs à l'étude.

Lac	Superficie (ha)	Profondeur moyenne (m)	Conductivité (uS/cm)	Transparence (m)
Lacs à ombles de fontaine				
Arbout	3.9	3.3	22.3	4.1
Bondi	25.7	8.1	19.1	5.5
Chute Noire	16.9	3.5	21.3	5.2
Diablos	9.8	6.5	18.1	4.5
Ferme	78.6	6.4	26.6	5.9
Gros Ours	35.9	4.8	24.4	6.2
Jones	14.4	2.8	28.7	5.4
Lafond	43.6	7.9	22.3	6.0
Parker	77.3	8.2	28.7	6.5
Prudent	134.0	9.8	28.7	7.0
Régis	101.9	6.3	25.5	5.3
Vautour	7.2	4.8	26.6	6.6
Moyenne (\pm ET)	45.8 (42.5)	6.0 (2.2)	24.4 (3.7)	5.7 (0.9)
Lacs à ombles et à mulets				
Argent	29.7	10.0	21.3	4.9
Bouteille	254.2	18.2	36.1	6.5
Camp	11.0	6.0	23.4	5.4
Carufel	10.1	6.1	30.8	5.8
Chamberlain	17.1	2.5	23.4	4.3
Cuttaway	39.1	3.7	22.3	5.5
Houde	228.5	17.6	18.1	11.0
Rose	10.9	4.7	31.9	5.0
Smith	7.7	4.7	23.4	4.8
Tête	23.1	7.2	24.4	4.0
Vertnez	40.2	12.1	41.5	7.3
Visons	72.2	8.1	20.2	5.3
Moyenne (\pm ET)	62.0 (85.9)	8.4 (5.2)	26.4 (7.1)	5.8 (1.8)
Lacs à ombles et à meuniers				
Bigorne	101.7	3.6	30.8	9.2
Brisé	36.6	3.9	19.1	3.9
Grignon	27.5	7.9	16.0	6.0
Iles	500.8	11.9	28.7	7.8
Joie	10.9	6.5	17.0	4.8
Jones	26.0	8.4	27.6	6.7
Mastigou	158.3	7.4	23.4	4.0
Montour	8.3	2.7	23.4	---
Pimbina	67.2	4.0	22.3	4.4
Plouf	60.9	9.2	24.4	6.8
Sanglier	19.2	4.6	25.5	3.3
Sauterelle	8.1	5.4	21.3	5.0
Vert	17.1	8.7	22.3	8.1
Moyenne (\pm ET)	80.2 (133.7)	6.5 (2.7)	23.2 (4.4)	5.8 (1.8)

conservait leur estomac dans une solution de formaldéhyde à 10%. On considère ici que s'il existe un biais relié à cette technique d'échantillonnage, il doit être le même dans tous les lacs à l'étude. L'analyse des contenus stomacaux a été faite au laboratoire selon la méthode gravimétrique (Hyslop 1980). Les proies ont d'abord été triées en sept catégories fonctionnelles (i.e. en groupes de proies ayant des habitudes de vie similaires et nécessitant une tactique de prédation particulière): le zoobenthos, duquel on pouvait séparer les amphipodes (principalement des gammaridés) à cause de leur coloration et de leur choix d'habitat différent, le zooplancton (principalement des cladocères et des larves de chaoboridés), les pupes de diptères, les insectes adultes nageants (principalement des hémiptères et des coléoptères), les insectes adultes terrestres (qui pouvaient être en émergence, en oviposition, en vol ou tombés à la surface de l'eau), et les poissons-proies (surtout du ventre rouge du nord). On mesurait ensuite le poids humide de chaque catégorie fonctionnelle de proie ainsi séparée (± 1.0 mg). Le poids d'une catégorie de proie était exprimé en pourcentage du poids de l'ensemble des catégories retrouvées dans l'estomac d'un poisson. En faisant la moyenne des contenus stomacaux analysés pour chacun des lacs, on obtenait ainsi le pourcentage moyen du poids de chaque catégorie de proie dans l'alimentation des ombles (Hyslop 1980), ce qui était ensuite utilisé comme variable dépendante dans les régressions linéaires multiples.

2.3 Variables indépendantes

Toutes les variables indépendantes qui pouvaient fluctuer à court terme comme la physico-chimie ou l'abondance de zooplancton ont été mesurées le jour même de la collecte des estomacs sur un lac donné ou au plus tard, dans les quatre jours suivants. De cette façon, on pouvait avoir une représentation fidèle des conditions environnementales au moment où les ombles se sont

nourris. Les autres variables indépendantes, plus stables dans le temps comme la morphométrie et les caractéristiques des habitats littoraux, ont été quantifiées le mois suivant soit en juillet 1989.

Deux variables qualitatives ont été utilisées pour décrire la communauté de poissons soit la présence/absence de mulets à cornes et de meuniers noirs respectivement. Les données relatives à la distribution des espèces dans la réserve Mastigouche ont été fournies par le ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec (MLCP). Les valeurs suivantes ont été attribuées à chaque type de communauté:

	Présence/absence	
	Mulets à cornes	Meuniers noirs
Lacs allopatriques	0	0
Lacs sympatriques à mulets	1	0
Lacs sympatriques à meuniers	0	1

La taille des prédateurs a été testée dans les modèles en utilisant la longueur totale moyenne (mm) des ombles dont les estomacs ont été prélevés.

Les variables morphométriques telles que la superficie du lac (m^2), l'aire du littoral (situé entre 0 et 2 m de profondeur; m^2), le volume (m^3), la longueur de la ligne de rivage (m), la profondeur maximale (m), et la pente (estimée par le rapport profondeur maximale / racine carrée de la superficie; Godbout et Peters 1988), ont été calculées à partir des cartes bathymétriques du MLCP ou de nos propres cartes pour les sept lacs où elles n'étaient pas disponibles.

Les habitats thermiques ont déjà été corrélés aux rendements de pêche de certaines espèces de poissons (Christie et Regier 1988). On les a donc utilisés dans les modèles en posant l'hypothèse qu'ils pourraient aussi

influencer l'alimentation de l'omble de fontaine. Christie et Regier (1988) ont définis les habitats thermiques comme la superficie du fond du lac et le volume d'eau dont les températures correspondent à la niche thermique fondamentale d'une espèce. Cette niche thermique est estimée en prenant un intervalle de 2°C autour du préférendum final, décalé de 1°C plus bas pour tenir compte de la différence entre les températures choisies en laboratoire et en nature (Christie et Regier 1988). Le préférendum thermique final ou la température optimale pour la croissance sont en moyenne de 16°C (15-17°C) chez l'omble de fontaine (Coutant 1977; Schlesinger et Regier 1983), ce qui situe sa niche thermique fondamentale entre 13 et 17°C. Un profil de température a donc été dressé au centre de chaque lac, puis la superficie et le volume de l'habitat thermique ont été calculés à partir des cartes bathymétriques.

Les variables de physico-chimie comme la température de l'eau (°C), l'oxygène dissous (mg/l), le pH et la conductivité (uS/cm) ont été mesurées à un demi-mètre sous la surface de l'eau, au point le plus profond du lac, à l'aide d'une sonde Hydrolab (modèle SVR2-SU). Pour la transparence de l'eau, on s'est servi d'un disque de Secchi de 20 cm de diamètre et d'un hublot de surface pour éliminer les reflets de surface et les vagues. La concentration de solides totaux dissous (STD; mg/l) nécessaire pour calculer l'indice morphoédaphique ($IME = STD / \text{profondeur moyenne}$; Ryder 1965) a été évaluée suivant l'équation $0.67 \times \text{conductivité spécifique à } 25^{\circ}\text{C}$ (Godbout et Peters 1988).

Le zooplancton a été récolté à trois stations situées dans la partie centrale de chaque lac. Un trait vertical a été fait à chacune des stations, à travers la zone euphotique, en utilisant un filet Wisconsin de 12 cm de diamètre ayant des mailles de 80 µm. Pour la zone euphotique, on a considéré une profondeur équivalente à deux fois la transparence de l'eau (Holmes 1970; Prepas et Trew 1983). Quand la zone euphotique occupait entièrement la colonne d'eau, les traits verticaux étaient réalisés à partir de 30 cm des sédiments.

Les organismes zooplanctoniques ont été conservés dans une solution d'éthanol à 95%. Au laboratoire, tous les cladocères de chaque échantillon ont été identifiés au genre, dénombrés et mesurés (± 0.01 mm). La longueur a été calculée à partir du sommet de la tête ou de la base du helmet, si présent, jusqu'à la base de l'épine caudale, si présente (Lammens et al. 1985). Les copépodes ont été mis de côté puisque l'omble de fontaine n'en utilise presque pas dans son alimentation (Tremblay et Magnan 1991). La biomasse des cladocères a été calculée à partir des régressions longueur-poids de Bottrell et al. (1976) pour les Daphnia, Bosmina, Diaphanosoma et Ceriodaphnia, de Rosen (1981) pour les Sida et Polyphemus, et de Culver et al. (1985) pour les Leptodora. Plusieurs équations étaient disponibles dans la littérature pour chacun des taxons mais on a choisi celles dont le champ d'application correspondait le mieux à la gamme de tailles des organismes retrouvés dans nos lacs. Dans le cas des Holopedium, on a utilisé la même équation que pour les Daphnia puisque la littérature ne contenait aucune régression s'appliquant à notre gamme de taille d'Holopedium. L'étendue des tailles d'Holopedium chevauchait celle de Daphnia et la taille moyenne était similaire. La longueur moyenne (mm), la densité (N/m^3) et la biomasse (mg/m^3) de tous les cladocères regroupés et de chacun des principaux genres (Bosmina, Daphnia et Holopedium) ont été utilisées comme variables indépendantes. Ces valeurs sont basées sur la moyenne des trois échantillons par lac.

Finalement, on a déterminé les caractéristiques des habitats littoraux en utilisant des indices visuels notés par deux observateurs en canot. Dans le cas des refuges comme les arbustes (principalement Cassandra calyculata), les arbres morts semi-submergés et la végétation émergente, on a quantifié pour chaque type d'habitat son pourcentage d'occupation du contour du lac, qu'on a multiplié par un indice de qualité des refuges coté de 0 à 5. Le pourcentage d'occupation du contour du lac était évalué à distance, dans des zones de même

longueur, en prenant deux points de repères sur la rive. Puis on faisait la moyenne des pourcentages pour l'ensemble des zones ainsi délimitées, ce qui couvrait tout le périmètre du lac. Pour les grands lacs (>100 ha), une zone sur trois n'était pas quantifiée. Les indices de qualité des refuges étaient basés sur l'abondance des refuges (nombre de tiges, de troncs), leur enchevêtrement, leur complexité structurale (quantité de branches), leur profondeur d'immersion et leur degré d'envahissement perpendiculaire à la rive. Des exemples des indices de qualité des refuges utilisés sont donnés ci-dessous.

Arbres semi-submergés (les quatre indices suivants étaient ramenés en un seul indice allant de 0 à 5):

position par rapport à la rive: 5 = perpendiculaires à la rive

3 = obliques

1 = collés à la rive

position des troncs: 5 = couchés

3 = inclinés

1 = debouts

branches: 5 = branches très fournies, avec ramilles et feuilles

4 = branches fournies avec ramilles

3 = branches abondantes mais dénudées

2 = branches clairsemées et dénudées

1 = tronc dénudé

0 = branches surplombant l'eau

abondance des arbres: 5 = denses et enchevêtrés

1 = isolés

Les habitats n'offrant pas vraiment de possibilités de refuges pour les poissons comme les roches, les affleurements rocheux, les plages et les vasières étaient quantifiés simplement d'après leur pourcentage d'occupation du contour du lac. Pour d'autres types de refuges comme les macrophytes flottants ou submergés et les arbres morts submergés, il était impossible de faire une évaluation visuelle à distance. Ils ont donc été cotés par des indices d'abondance de 0 à 5, dans chaque zone. Un exemple de ce genre d'indice est donné ci-dessous.

Macrophytes: 5 = colonie dense et continue

4 = colonie dense mais discontinue

3 = thalle moyennement dense et continue

2 = thalle moyennement dense mais discontinue

1 = individus en bande continue

0 = quelques individus isolés

2.4 Analyse statistique

Les régressions linéaires multiples pas à pas (stepwise) ont été réalisées avec le logiciel SPSS X.2. Des régressions ont été faites pour chacune des sept variables dépendantes suivantes: le pourcentage moyen du poids en zoobenthos, amphipodes, zooplancton, pupes de diptères, insectes nageants, insectes terrestres et poissons-proies dans l'alimentation de l'omble de fontaine. Les modèles ayant le plus grand R^2 et les plus faibles erreurs associées au R^2 ont été retenus, à condition de respecter les conditions d'application des régressions linéaires multiples. La colinéarité entre les variables indépendantes a été évaluée par l'examen des coefficients de corrélation deux à deux. De plus, la procédure de régression SPSS utilise les tests de «tolérance et de tolérance minimale» pour éviter d'entrer et de garder

dans le modèle une variable fortement corrélée à une autre qui s'y trouve déjà (Tabachnick et Fidell 1983). Quand un problème potentiel de colinéarité survenait, chaque variable colinéaire était utilisée dans des régressions différentes et les modèles obtenus étaient comparés entre eux. Pas plus d'une vingtaine de variables indépendantes à la fois étaient ainsi utilisées dans les régressions. Les assomptions de normalité, de linéarité et d'homoscédasticité des résidus ont été vérifiées d'après la distribution graphique des résidus (Tabachnick et Fidell 1983; Larsen et McCleary 1972). Des transformations de variables ont été appliquées dans les cas où ces assomptions n'étaient pas respectées (Montgomery et Peck 1982). Une transformation logarithmique a été faite sur le pourcentage moyen du poids en insectes nageants et en poissons-proies, et arcsinusidale sur le pourcentage moyen du poids en pupes de diptères et en insectes terrestres. Pour le pourcentage moyen du poids en amphipodes, les transformations usuelles ne peuvent pas corriger l'hétéroscédasticité des résidus. On devrait donc interpréter avec prudence ce dernier modèle, obtenu avec des variables non transformées.

Dans la procédure pas à pas, la variable indépendante qui entre au premier pas est la plus fortement corrélée avec la variable dépendante. Cependant, le groupe de variables ainsi retenu n'est pas toujours optimal i.e. qu'il peut exister une autre série de variables indépendantes qui, entrées dans un ordre différent, auraient un meilleur R^2 . C'est pourquoi on a aussi forcé l'entrée d'autres variables indépendantes (fortement corrélées avec la variable dépendante) au premier pas, suivi de la procédure pas à pas, ce qui résultait parfois en un meilleur modèle. La contribution partielle de chaque variable indépendante au modèle de régression a été calculée en multipliant le coefficient de régression standardisé (b') par le coefficient de corrélation (r) entre la variable dépendante et cette variable indépendante (Tabachnick et Fidell 1983). Nous avons utilisé la méthode de Bonferroni pour corriger le fait

que les sept modèles de régression ont été produits à partir de la même base de données. Chaque régression a donc été réalisée à une probabilité de $0.05/n$, où n est le nombre de modèles de régression, ce qui donnait une valeur de 0.007 pour la présente étude (Cooper 1968). Quelques données manquantes dans notre fichier ont été remplacées par les moyennes obtenues pour l'ensemble des autres lacs. Par exemple, la transparence de l'eau du lac Montour ne pouvait être mesurée, le lac étant trop peu profond. De plus, pour les cinq premiers lacs échantillonnés, la façon de quantifier les macrophytes n'avait pas encore été établie avec précision.

3. RESULTATS

3.1 Alimentation de l'omble de fontaine

Il y a une grande variabilité dans l'alimentation de l'omble de fontaine entre les populations des lacs à l'étude (Tableau 2). Les ombles de fontaine allopatriques se nourrissent en plus grande proportion d'organismes benthiques que ceux qui vivent en sympatrie avec le mulot à cornes ou le meunier noir ($F=9.913$, $p<0.001$), ce qui suggère que l'omble déplace sa niche alimentaire vers les proies alternatives en présence de compétiteurs (Tableau 2). Cependant, la variabilité à l'intérieur de chaque type de communauté de poissons est aussi importante qu'à l'intérieur de l'ensemble des lacs (Tableau 2), ce qui suppose que la compétition n'est pas le seul facteur responsable des variations observées.

3.2 Déterminants de l'alimentation de l'omble de fontaine

De fortes corrélations (i.e. $r=0.7-1.0$) ont été obtenues entre certaines variables indépendantes; i.e. entre la superficie du lac, le volume, la longueur de la ligne de rivage, l'aire du littoral, et les habitats thermiques; entre la profondeur maximale, le volume du lac et de le volume de l'habitat thermique; entre la température et la concentration d'oxygène dissous; entre la profondeur maximale et le MEI; entre l'importance des refuges et des zones ouvertes; entre la densité et la biomasse de Bosmina, Daphnia et Holopedium; entre la biomasse des cladocères totaux et la biomasse de Daphnia et Holopedium. Ces variables n'ont pas été utilisées simultanément dans les analyses de régression.

Le meilleur modèle pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en zoobenthos dans l'alimentation de l'omble explique 88% de la variation, particulièrement grâce à la présence de meuniers noirs (-) et à la longueur moyenne des cladocères (+) qui contribuent pour 33% et 23% de la variation

Tableau 2. Composition de l'alimentation de l'omble de fontaine.

Lac	Pourcentage moyen du poids ¹							N ²
	ZB	AM	ZP	PD	IN	IT	PP	
Lacs à ombles de fontaine								
Arbout	45.9	0	33.4	5.5	8.6	1.6	0	20
Bondi	53.1	0.1	18.7	6.0	5.3	8.8	0	25
Chute Noire	83.3	2.5	7.5	0.4	0.7	0.5	0	20
Diablos	70.8	1.7	12.2	1.4	0.1	4.3	3.6	23
Ferme	68.7	1.1	26.0	1.4	2.4	0	0	21
Gros Ours	50.0	20.6	14.1	9.2	3.7	0.4	0	24
Joncs	68.1	10.7	8.6	0.3	0.4	0	4.6	21
Lafond	49.3	0.1	27.7	3.2	1.2	10.5	3.6	20
Parker	22.4	3.8	54.6	2.3	12.8	3.1	0	22
Prudent	77.5	1.3	3.4	4.2	4.7	4.1	0	21
Régis	85.2	5.5	1.1	2.1	5.0	0.3	0	21
Vautour	75.6	0	17.6	0.9	2.5	0.8	0	20
Moyenne ³ (±ET)	62.5 (18.6)	4.0 (6.1)	18.7 (15.0)	3.1 (2.7)	4.0 (3.8)	2.9 (3.5)	1.0 (1.8)	
Lacs à ombles et à mulets								
Argent	42.7	0	4.9	1.9	10.1	33.7	6.6	21
Bouteille	17.7	19.8	55.1	0.2	3.8	0.1	0.4	22
Camp	8.7	0	67.3	1.5	1.6	0.4	9.8	15
Carufel	50.6	0.4	1.3	0.3	7.5	7.2	26.5	16
Chamberlain	63.8	0	0.2	1.5	13.8	13.2	0	22
Cuttaway	50.0	0	24.1	14.9	0.3	6.0	3.5	22
Houde	85.9	0	0	8.5	0.2	0.6	0	20
Rose	28.4	16.5	0	0.2	0	1.8	46.3	13
Smith	38.2	0	53.4	0.9	1.9	0.6	4.3	21
Tête	53.7	0	10.0	12.3	9.7	1.9	12.4	22
Vertnez	3.8	10.0	43.9	7.3	12.4	22.7	0	19
Visons	47.6	0	23.2	18.4	1.8	3.5	5.3	19
Moyenne (±ET)	40.9 (23.5)	3.9 (7.3)	23.6 (25.0)	5.6 (6.5)	5.3 (5.1)	7.6 (10.6)	9.6 (13.8)	
Lacs à ombles et à meuniers								
Bigorne	56.6	0	4.6	36.7	1.5	0	0	21
Brisé	16.2	0	65.4	6.3	0.5	0.9	0	16
Grignon	10.6	0	16.7	30.3	21.5	16.9	3.3	21
Iles	35.5	0	36.6	6.6	13.4	7.2	0	21
Jolie	15.6	0	7.6	19.9	32.2	17.5	0	18
Jones	0.5	0	42.4	15.6	6.4	5.5	28.8	16
Mastigou	39.3	0	11.6	5.2	25.3	5.4	0	21
Montour	59.1	0	27.9	4.9	3.1	3.4	0	18
Pimbina	10.1	0	2.1	0.5	10.7	28.8	41.7	18
Plouf	26.4	0	33.4	5.9	24.1	4.3	0	20
Sanglier	22.8	0	18.2	3.5	18.5	18.6	7.5	21
Sauterelle	41.2	0	38.2	1.1	13.1	0.3	3.9	20
Vert	10.3	0	54.1	15.7	8.4	11.6	0	22
Moyenne (±ET)	26.5 (18.6)	0 (0.0)	27.6 (19.6)	11.7 (11.4)	13.7 (10.0)	9.2 (8.8)	6.6 (13.2)	

1: ZB, zoobenthos; AM, amphipodes; ZP, zooplancton; PD, pupes de diptères; IN, insectes nageants; IT, insectes terrestres; PP, poissons-proies.

2: nombre de contenus stomacaux.

3: moyenne calculée sur les pourcentages moyens du poids des proies.

respectivement (Tableau 3). Puisque la longueur moyenne des cladocères est corrélée ($r=0.55$) avec la présence de meuniers, précédemment entrée dans le modèle, un problème de colinéarité entre ces deux variables aurait pu survenir. Ce n'est cependant pas le cas parce que l'entrée de la longueur moyenne des cladocères ne réduit pas la contribution de la présence de meuniers au modèle. Quatre autres variables expliquent au total 38% de la variation soit la date d'échantillonnage (-), le MEI (+), la biomasse des cladocères (-) et l'importance des affleurements rocheux (+). La deuxième variable qualitative, la présence de mulets à cornes, entre aussi dans le modèle (-) mais sa contribution est très faible (0.7%). La densité des Daphnia & Holopedium qui apparaît dans le modèle agit en tant que variable suppressive i.e. une variable non corrélée à la variable dépendante mais qui vient supprimer une certaine variance dans les autres variables indépendantes déjà entrées dans le modèle, variance qui ne joue aucun rôle dans la prédiction de la variable dépendante (Tabachnick et Fidell 1983). La façon de calculer la contribution partielle des variables suppressives au modèle ($b' \cdot r$) résulte en une valeur négative. Ces valeurs de R^2 partiel sont indiquées entre parenthèses dans les tableaux.

Soixante-trois pourcent de la variation dans le pourcentage moyen du poids en amphipodes dans l'alimentation de l'omble peut être expliquée (Tableau 3). Le pH est le meilleur déterminant dans ce modèle ($R^2=0.36$), l'omble utilisant une plus grande proportion d'amphipodes quand l'eau tend vers la neutralité. De plus, les ombles mangent davantage d'amphipodes dans les lacs où la végétation émergente et les roches sont abondantes, et dans les lacs allopatriques.

La meilleure variable indépendante pouvant expliquer la variation dans le pourcentage moyen du poids en zooplancton est l'importance des macrophytes (-) dont la contribution au modèle est de 26% (Tableau 4). Même en ajoutant l'importance des refuges (+) dans ce modèle, on explique à peine 30% de la

Tableau 3. Meilleurs modèles pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en zoobenthos dans l'alimentation des ombles de fontaine. La probabilité (p) associée à chaque variable indépendante, l'écart-type des coefficients de régression (ET), le R^2 partiel associé à chaque variable^a, le R^2 ajusté, et l'écart-type de l'estimé (E_{xy}) sont aussi indiqués.

Modèle	p	ET	R^2	R^2 ajt	E_{xy}
Pourcentage moyen du poids en zoobenthos =			88.0	84.6	9.83
- 5.57	.6907	13.86			
- 30.10 Présence de meuniers	.0000	4.89	32.7		
- 1.26 Date d'échantillonnage	.0000	0.23	11.6		
- 22.09 Présence de mulets	.0000	4.54	0.7		
+ 3.93 Indice morphoédaphique	.0000	0.77	9.7		
+ 1.02 Affleurements rocheux	.0002	0.24	7.5		
+ 87.87 Longueur des cladocères	.0000	16.62	22.6		
- 3.13 Biomasse des cladocères	.0002	0.72	8.8		
+ 0.01 Densité d'Holopedium et de Daphnia	.0071	0.00	(5.6) ^b		
Pourcentage moyen du poids en amphipodes =			63.4	58.8	3.58
- 46.39	.0000	9.31			
+ 8.14 pH	.0000	1.60	36.3		
+ 0.10 Roches	.0016	0.03	9.2		
+ 0.03 Végétation émergente	.0189	0.01	9.5		
- 2.85 Présence de meuniers	.0360	1.30	8.4		

a: Calculé en multipliant le coefficient de régression standardisé (b') par le coefficient de corrélation (r) entre la variable dépendante et la variable indépendante (Tabachnick et Fidell 1983).

b: variable suppressive (voir texte).

Tableau 4. Meilleurs modèles pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en zooplancton dans l'alimentation des ombles de fontaine. La probabilité (p) associée à chaque variable indépendante, l'écart-type des coefficients de régression (ET), le R^2 partiel associé à chaque variable, le R^2 ajusté, et l'écart-type de l'estimé (E_{xy}) sont aussi indiqués.

Modèle	p	ET	R^2	R^2 ajt	E_{xy}
Pourcentage moyen du poids en Cladocera & Chaoboridae =					
			30.0	25.9	17.27
+ 21.42	.0024	6.53			
- 15.74 Importance des macrophytes	.0007	4.24	25.8		
+ 0.18 Importance des refuges	.0397	0.09	4.2		
arcsin (Pourcentage moyen du poids en pupes de diptères) =					
			36.0	30.1	0.13
+ 0.043	.6305	0.088			
+ 0.121 Présence de meuniers	.0102	0.044	16.4		
+ 0.030 Transparence	.0346	0.014	10.5		
- 0.001 Végétation émergente	.0719	0.000	9.1		

variation au total. Trente-six pourcent de la variation dans le pourcentage moyen du poids en pupes de diptères peut être expliquée par la présence de meuniers (+), la transparence de l'eau (+) et l'importance de la végétation émergente (-) (Tableau 4).

La densité des cladocères (+) est le meilleur déterminant du pourcentage moyen du poids en insectes terrestres, expliquant à elle seule 38% de la variation (Tableau 5). La biomasse d'Holopedium (-) et la pente (+) contribuent pour un autre 17% à ce modèle. L'utilisation d'insectes nageants par les ombles augmente en présence de meuniers noirs, mais diminue avec l'importance des affleurements rocheux et du MEI (Tableau 5). Ces trois variables ensemble expliquent au total 43% de la variation.

Une régression multiple utilisant l'importance des refuges (+), l'importance des macrophytes (+), la densité des cladocères (+), l'abondance d'arbustes (-) et la longueur des ombles (+) comme déterminants explique 58% de la variation dans le pourcentage moyen du poids en poissons-proies dans la diète des ombles (Tableau 6). La longueur des ombles et l'abondance d'arbustes n'agissent qu'à titre de variables suppressives dans ce modèle.

Tableau 5. Meilleurs modèles pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en insectes adultes dans l'alimentation des ombles de fontaine. La probabilité (p) associée à chaque variable indépendante, l'écart-type des coefficients de régression (ET), le R^2 partiel associé à chaque variable, le R^2 ajusté, et l'écart-type de l'estimé (E_{xy}) sont aussi indiqués.

Modèle	p	ET	R^2	R^2 ajt	E_{xy}
arcsin (Pourcentage moyen du poids en insectes terrestres) =					
			54.8	50.7	0.11
- 0.008	.8962	0.057			
+ 0.001 Densité des cladocères	.0000	0.000	37.5		
- 0.024 Biomasse des Holopedium	.0002	0.006	11.1		
+ 0.031 Pente du lac	.0322	0.014	6.2		
log (Pourcentage moyen du poids en insectes nageants) =					
			42.7	37.5	0.35
+ 0.972	.0000	0.144			
+ 0.405 Présence de meuniers	.0019	0.120	20.9		
- 0.023 Affleurements rocheux	.0076	0.008	12.6		
- 0.099 Indice morphoédaphique	.0166	0.039	9.2		

Tableau 6. Meilleur modèle pour la prédiction du pourcentage moyen du poids en poissons-proies dans l'alimentation des ombles de fontaine. La probabilité (p) associée à chaque variable indépendante, l'écart-type des coefficients de régression (ET), le R^2 partiel associé à chaque variable, le R^2 ajusté, et l'écart-type de l'estimé (E_{xy}) sont aussi indiqués.

Modèle	p	ET	R^2	R^2 ajt	E_{xy}
log (Pourcentage moyen du poids en poissons-proies)=					
- 1.767	.0112	0.654	57.5	50.6	0.38
+ 0.008 Importance des refuges	.0010	0.002	27.5		
+ 0.001 Densité des cladocères	.0016	0.000	20.5		
+ 0.251 Importance des macrophytes	.0133	0.096	13.9		
- 0.001 Importance des arbustes	.0139	0.000	(2.4) ^a		
+ 0.004 Longueur des ombles	.0457	0.002	(2.0) ^a		

a: variable suppressive (voir texte).

4. DISCUSSION

Les résultats présentés dans cette étude démontrent la grande variabilité inter-population existant dans l'alimentation de l'omble de fontaine. Les modèles empiriques sont particulièrement performants pour prédire la proportion occupée par le zoobenthos dans son alimentation ($R^2=0.88$). Cependant, les coefficients de détermination chutent entre 0.30 et 0.63 pour les autres modèles empiriques. Cela peut résulter du fait que les proies alternatives comme le zooplancton, les pupes de diptères, les insectes nageants et terrestres, et les poissons-proies sont utilisés par l'omble de façon plus opportuniste que le zoobenthos, qui est la ressource préférée en allopatrie. Il est donc peut-être plus difficile de cibler des facteurs qui influencent l'utilisation d'une ressource alternative que d'une ressource préférée. De plus, chacune des proies alternatives constitue une plus petite proportion de l'alimentation des ombles que le zoobenthos et il peut donc être plus difficile de faire des prédictions pour des proies faiblement utilisées.

Parmi tous les facteurs pouvant potentiellement influencer l'alimentation de l'omble de fontaine, l'association d'espèces de poissons semble être le plus important. La présence de meuniers noirs est le meilleur déterminant pour le pourcentage moyen du poids en zoobenthos, en pupes de diptères et en insectes nageants, et apparaît aussi dans le modèle pour les amphipodes. Quand les ombles vivent en association avec les meuniers noirs, on retrouve une plus faible proportion de zoobenthos dans leur estomac et davantage de proies alternatives. Ce déplacement de niche alimentaire serait causé par une réduction des ressources zoobenthiques par le meunier noir (Tremblay et Magnan 1991), les meuniers étant mieux adaptés que les ombles d'un point de vue morphologique et comportemental pour utiliser le zoobenthos (Magnan 1989). Pour leur part, les ombles sont mieux adaptés que le meunier pour se nourrir de proies alternatives retrouvées dans la colonne d'eau ou en surface.

Il a déjà été démontré que les meuniers ont un impact plus important que les mulets sur l'alimentation de l'omble de fontaine (Magnan 1989). Ce résultat est confirmé ici, sur un plus grand éventail de lacs, en séparant l'effet des mulets et des meuniers en deux variables qualitatives. La présence de meuniers explique un tiers (32.7%) de la variation dans le pourcentage moyen du poids en zoobenthos alors que la présence de mulets, bien que significative, est très faible (0.7%). L'impact du mulet à cornes met peut-être plus de temps à se faire sentir que celui du meunier durant la saison estivale de telle sorte que la même étude, réalisée en août par exemple, aurait pu démontrer un effet plus considérable du mulet.

Les caractéristiques des habitats littoraux apparaissent dans six des sept modèles empiriques. L'omble de fontaine mange une plus grande proportion d'amphipodes quand la végétation émergente et les roches sont abondantes. Les amphipodes sont fortement thigmotactiques et réagissent négativement à la lumière. C'est pourquoi durant le jour, ils cherchent refuge dans la végétation ou en-dessous des roches et des débris (Pennak 1953; Edmondson 1959). Donc, on peut supposer que les amphipodes sont plus nombreux dans les lacs où de tels habitats favorables sont abondants. A l'opposé, on observe moins de pupes de diptères dans la diète de l'omble quand la végétation émergente est importante. Les pupes de diptères pourraient utiliser cette végétation comme refuge de façon à réduire le succès de prédation de l'omble.

Le degré d'utilisation des poissons-proies par l'omble de fontaine augmente avec l'importance des macrophytes et des autres refuges dans la zone littorale. Ce résultat peut sembler paradoxal puisque le ventre rouge du nord, qui est le principal poisson-proie utilisé dans cette étude, se retrouve en plus grand nombre dans ces habitats durant le jour, supposément pour réduire les risques de prédation par l'omble (Naud et Magnan 1988). De plus, de nombreuses études ont démontré une relation négative entre le succès de

prédation et la complexité des refuges (voir Gotceitas et Colgan 1989; East et Magnan 1991). Les poissons-proies sont aussi attirés par les objets flottants (comme les macrophytes) parce que l'ombrage réduit leur visibilité (Helfman 1979). Trois hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la relation positive entre la piscivorité de l'omble et l'importance des refuges obtenue dans cette étude. Premièrement, l'abondance des ventres rouges augmenterait avec l'importance des refuges dans les lacs. Malgré le fait que la piscivorité soit positivement corrélée à la complexité des refuges, les refuges doivent être quand même efficaces pour réduire la prédation puisque la piscivorité est faible en moyenne dans les lacs à l'étude (6%). La piscivorité de l'omble augmenterait donc moins rapidement avec la complexité des refuges que l'abondance de Phoxinus eos. Deuxièmement, l'omble de fontaine changerait sa tactique de prédation, passant de la chasse en maraude à la chasse à l'affût quand les refuges augmentent, de façon à maintenir son succès de prédation. Savino et Stein (1989a) ont observé qu'un tel changement de comportement chez les achigans, Micropterus salmoides, leur permettait de conserver un succès de prédation constant en dépit de l'augmentation de la densité de tiges. Grant et Noakes (1987) de même que East et Magnan (1991) ont noté que l'omble de fontaine pouvait aussi utiliser ces deux tactiques de prédation. Troisièmement, l'omble capturerait les poissons-proies qui s'aventurent en-dehors des refuges en chassant en maraude à la limite du couvert. La plupart des études de prédation en présence de refuges ont été réalisées avec un couvert uniforme qui ne représente pas vraiment ce qu'on retrouve dans un lac où les zones dénudées alternent souvent avec les zones couvertes. Savino et Stein (1989b) ont trouvé que dans des bassins où le couvert n'était que de 50%, la piscivorité était plus forte que dans des bassins à 100% de couvert et ce même si la densité de tiges dans les zones couvertes était plus grande dans les premiers. Ils ont observés que les achigans dans les bassins à 50% de couvert capturaient les

ménés qui s'aventureraient en-dehors du couvert, un comportement que East et Magnan (1991) ont aussi noté chez l'omble de fontaine en laboratoire. En résumé, quand les refuges augmentent dans les lacs, l'omble pourrait changer sa tactique de prédation ou encore chasser à la limite du couvert ce qui, combiné à un plus grand réservoir de poissons-proies, expliquerait la corrélation positive entre l'abondance de refuges et le degré de piscivorité.

La longueur moyenne et la biomasse des cladocères sont aussi des déterminants significatifs dans l'alimentation de l'omble. Les ombles mangent plus de zoobenthos quand les cladocères sont gros et quand leur biomasse est faible. Le déplacement de niche alimentaire des ombles sympatriques vers le zooplancton a un impact négatif sur la taille des cladocères puisque les ombles, qui sont des prédateurs visuels, choisissent les gros individus comme les Holopedium (Tableau 7 et Magnan 1988). Cela implique que la longueur moyenne des cladocères pourrait être un indice de l'impact des compétiteurs sur l'alimentation de l'omble dans notre modèle (plus les cladocères sont petits, plus les ombles utilisent ou ont utilisé du zooplancton, et plus l'ingestion de zoobenthos est faible). Plus précisément, la longueur moyenne des cladocères pourrait représenter «l'intensité de l'impact», une mesure dont on ne tient pas compte quand on utilise seulement des variables qualitatives comme la présence/absence de compétiteurs dans les régressions. La même interprétation ne peut pas être avancée pour expliquer pourquoi la biomasse de cladocères entre dans le modèle parce que la présence de compétiteurs n'a pas d'impact significatif sur cette variable (au Tableau 7, on voit qu'une augmentation en nombre du petit zooplancton peut compenser, en biomasse, pour la diminution du nombre de gros individus). La biomasse des cladocères pourrait plutôt être un indice d'abondance du zoobenthos. En général, les facteurs ayant un effet positif sur le zooplancton ont tendance à avoir un effet négatif sur le

Tableau 7. Longueur, densité et biomasse moyennes des cladocères et des trois principaux genres (Bosmina, Daphnia et Holopedium) dans chaque type de communauté de poissons. Les données sont les moyennes (± 1 ET entre parenthèses). OF=lacs à ombles de fontaine, MC=lacs à ombles et à mulets, MN=lacs à ombles et à meuniers.

Communauté		Cladocères totaux ¹	<u>Bosmina</u>	<u>Daphnia</u>	<u>Holopedium</u>
Longueur (mm)	OF	0.94 (0.15)a ²	0.42 (0.07)a	0.90 (0.10)a	1.09 (0.18)a
	MC	0.87 (0.16)a	0.40 (0.06)a	0.90 (0.15)a	0.97 (0.24)a
	MN	0.70 (0.12)b	0.43 (0.07)a	0.90 (0.08)a	0.80 (0.13)b
Densité (N/m ³)	OF	1661 (852)a	132 (81)a	822 (474)a	626 (475)a
	MC	2271 (1398)a	178 (286)a	927 (854)a	1096 (843)a
	MN	2312 (1420)a	843 (920)b	768 (695)a	680 (570)a
Biomasse (mg/m ³)	OF	9.43 (5.83)a	0.31 (0.29)a	3.64 (2.81)a	4.50 (4.45)a
	MC	8.77 (5.54)a	0.31 (0.46)a	4.04 (3.19)a	4.12 (4.13)a
	MN	6.60 (4.38)a	1.66 (1.64)b	3.04 (2.59)a	1.75 (1.73)a

1: Les cladocères totaux comprennent les individus des genres Bosmina, Daphnia, et Holopedium, ainsi que de tous les autres genres retrouvés dans cette étude (Ceriodaphnia, Diaphanosoma, Leptodora, Polyphemus et Sida).

2: Pour chaque comparaison taxon vs paramètre, les moyennes suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par une analyse de variance et un test de Student-Newman-Keuls ($p > 0.05$). Pour la densité et la biomasse, ces analyses ont été réalisées sur des données transformées ($\log x$).

zoobenthos et vice-versa, et les pics d'abondance de l'un rencontrent souvent les creux d'abondance de l'autre (Brylinsky 1980; Marshall et Ryan 1987; Kajak 1988).

La densité des cladocères est un déterminant significatif dans les modèles prédisant la proportion d'insectes terrestres et de poissons-proies ingérée par les ombles. Comme pour la longueur moyenne des cladocères dans le modèle précédent, la densité de cladocères pourrait être un indice de «l'intensité» de la compétition, le nombre de cladocères étant plus élevé dans les lacs contenant du mulot et du meunier, bien que cette différence ne soit pas significative (Tableau 7). De telles variables quantitatives peuvent donc être des indices de compétition plus puissants que les variables qualitatives dans certains de nos modèles.

Ni la taille, ni la densité, ni la biomasse des cladocères n'apparaît dans le modèle cherchant à prédire la proportion de zooplancton dans l'alimentation de l'omble, ce qui suggère que les ombles ne répondent pas à l'abondance ou à la taille réelle du zooplancton. Dans certains lacs par exemple, les ombles pourraient continuer de se nourrir de zooplancton même si la taille des cladocères est fortement réduite parce qu'il n'y a peut-être pas d'autres ressources alternatives suffisamment abondantes. Cependant, dans d'autres lacs, les proies alternatives pourraient être nombreuses ce qui inciterait les ombles à cesser l'utilisation de zooplancton. De plus, certaines populations d'omble de fontaine peuvent être tellement réduites que, même si les individus se nourrissent en grande proportion de zooplancton, ils ne pourraient pas avoir d'impact significatif sur les cladocères (Magnan 1988).

Un autre facteur pouvant être déterminant dans l'alimentation de l'omble est la productivité du lac. Une plus forte proportion de zoobenthos est ingérée quand le lac est plus productif, comme le suggère la présence de l'IME dans le

premier modèle. Johnson (1974) a trouvé une corrélation positive entre l'abondance de zoobenthos et l'IME. Il a aussi obtenu la même corrélation positive en utilisant seulement les solides totaux dissous alors que plusieurs auteurs ont trouvé une relation négative entre la profondeur moyenne et l'abondance ou la production de zoobenthos (Rawson 1955; Johnson 1974; Brylinsky 1980; Hanson et Peters 1984; Plante et Downing 1989). Cependant, il est assez étonnant de constater que l'IME apparaît dans notre modèle au lieu de la profondeur moyenne ou les solides totaux dissous puisqu'en général, à un niveau régional comme le nôtre, l'une ou l'autre de ces deux mesures devrait mieux performer que l'IME (Ryder et al. 1974). La contribution de l'IME au modèle est cependant assez faible ($R^2=0.10$), ayant pu être minimisée par le fait que les meuniers noirs seraient plus abondants dans les lacs où l'IME est élevé (Trippell et Harvey 1986; Marshall et Ryan 1987). Donc, un lac ayant un fort IME possède peut-être de plus grandes ressources zoobenthiques mais contient aussi peut-être plus de compétiteurs.

La date d'échantillonnage influence significativement l'alimentation des ombles, de moins en moins de zoobenthos étant ingéré au fil du mois de juin. Plusieurs auteurs ont noté que les ressources zoobenthiques diminuaient progressivement au cours de l'été dans les lacs tempérés (Mittlebach 1981b; Persson 1987; Tremblay et Magnan 1991). Un tel impact de la date d'échantillonnage sur l'alimentation de l'omble a aussi été trouvé par Tremblay et Magnan (1991), mais cet impact s'étendait sur une période plus longue que la nôtre, soit de mai à août. Dans la présente étude, bien qu'on ait voulu minimiser l'influence du temps sur l'alimentation en réalisant tout l'échantillonnage au cours d'un seul mois, il semble que le déclin dans l'abondance du zoobenthos en juin soit suffisant pour observer un déplacement de niche alimentaire vers les proies alternatives.

Les variables de morphométrie et de physico-chimie contribuent marginalement à l'explication de la variation inter-population dans l'alimentation de l'omble et n'apparaissent que dans quelques modèles empiriques, à l'exception du pH qui est le plus important déterminant pour le pourcentage moyen du poids en amphipodes. Les amphipodes sont particulièrement sensibles à l'acidité et leur abondance diminue quand le pH de l'eau baisse (Okland et Okland 1986; Harvey et McArdle 1986). L'omble utilise en proportion moins d'amphipodes dans les lacs plus acides, probablement en relation avec l'abondance de ces organismes. La transparence de l'eau est un facteur significatif dans l'ingestion de pupes de diptères. Ces dernières pourraient être plus faciles à détecter par un prédateur visuel comme l'omble quand l'eau est transparente.

Les modèles empiriques présentés dans cette étude pourraient avoir une application pratique en aménagement piscicole. Le gouvernement du Québec, à la lumière des résultats antérieurs démontrant l'impact négatif des mulets à cornes et des meuniers noirs sur les rendements en ombles de fontaine (Magnan 1988), a mis de l'avant des programmes de contrôle des espèces introduites. Cependant, les coûts liés à de tels contrôles pourraient être évités dans certains lacs où les indices d'«abondance» du zoobenthos sont élevés (ex: IME) ou encore, où les indices d'«intensité» de la compétition sont faibles (ex: longueur moyenne des cladocères). Nos modèles indiquent que dans de tels lacs, l'omble se nourrit de zoobenthos même en présence de mulets et de meuniers. Donc, advenant de faibles rendements en ombles dans ces lacs, on ne pourrait pas les attribuer à la présence de compétiteurs interspécifiques mais plutôt à d'autres facteurs affectant les rendements, ce qui implique que les contrôles d'espèces introduites n'y seraient pas nécessaires.

5. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allan, J.D. 1981. Determinants of diet of brook trout (Salvelinus fontinalis) in a mountain stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 184-192.
- Barko, J.W., M.S. Adams, et N.L. Clesceri. 1986. Environmental factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation: a review. J. Aquat. Plant Manage. 24: 1-10.
- Bayley, P.B. 1988. Accounting for effort when comparing tropical fisheries in lakes, river-floodplains, and lagoons. Limnol. Oceanogr. 33: 963-972.
- Boisclair, D., et W.C. Leggett. 1989. Among-population variability of fish growth: II. Influence of prey type. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 468-482.
- Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson, et T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. Norw. J. Zool. 24: 419-456.
- Brylinsky, M. 1980. Estimating the productivity of lakes and reservoirs, p.411-453. In E.D. Le Cren et R.H. Lowe-McConnell [ed.] The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Butler, S.M., et J.R. Bence. 1984. A diet model for planktivores that follow density-independant rules for prey selection. Ecology 65: 1885-1894.
- Campbell, R.N. 1979. Ferox trout, Salmo trutta L., and arctic charr, Salvelinus alpinus L., in scottish lochs. J. Fish Biol. 14: 1-29.
- Canfield, D.E. Jr., et C.M. Duarte. 1988. Patterns in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes: a test with Florida lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1976-1982.

- Canfield, D.E. Jr., J.V. Shireman, D.E. Colle, W.T. Haller, C.E. Watkins, et M.J. Maceina. 1984. Prediction of chlorophyll a concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 497-501.
- Carlander, K.D. 1955. The standing crop of fish in lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 12: 543-570.
- Christie, G.C., et H.A. Regier. 1988. Measures of thermal habitat and their relationship to yields for four commercial fish species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 301-314.
- Confer, J.L., et P. Blades. 1975. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.* 20: 271-279.
- Confer, J.L., T. Kaaret, et G.E. Likens. 1983. Zooplankton diversity and biomass in recently acidified lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 36-42.
- Cooper, D.W. 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. *Heredity* 23: 614-617.
- Coutant, C.C. 1977. Compilation of temperature preference data. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 739-745.
- Culver, D.A., M.M. Boucherle, D.J. Bean, et J.W. Fletcher. 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length-weight regressions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1380-1390.
- Cyr, H., et J.A. Downing. 1988. Empirical relationships of phytomacrofaunal abundance to plant biomass and macrophyte bed characteristics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 976-984.
- Dill, L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 398-408.
- Dillon, P.J., et F.H. Rigler. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 19: 767-772.

- Duarte, C.M., et J. Kalff. 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1072-1080.
- Duarte, C.M., et J. Kalff. 1990. Patterns in the submerged macrophyte biomass of lakes and the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 357-363.
- Duarte, C.M., J. Kalff, et R.H. Peters. 1986. Patterns in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1900-1908.
- East, P., et P. Magnan. 1991. Some factors regulating piscivory of brook charr, Salvelinus fontinalis, in lakes of the Laurentian Shield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: (sous presse).
- Edmondson, W.T. 1959. *Freshwater biology*. 2nd ed. John Wiley and Sons inc., New York, NY. 1248 p.
- Eggers, D.M. 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology* 58: 46-59.
- Garman, G.C., et L.A. Nielsen. 1982. Piscivory by stocked brown trout (Salmo trutta) and its impact on the nongame fish community of Bottom Creek, Virginia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 862-869.
- Godbout, L., et R.H. Peters. 1988. Potential determinants of stable catch in the brook trout (Salvelinus fontinalis) sport fishery in Quebec. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1771-1778.
- Goddard, C.I., D.H. Loftus, J.A. MacLean, C.H. Olver, et B.J. Shuter. 1987. Evaluation of the effects of fish community structure on observed yields of lake trout (Salvelinus namaycush). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44(suppl.2): 239-248.
- Gotceitas, V., et P. Colgan. 1989. Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia* 80: 158-166.

- Grant, J.W.A., et D.L.G. Noakes. 1987. Movers and stayers: foraging tactics of young-of-the-year brook charr, Salvelinus fontinalis. J. Anim. Ecol. 56: 1001-1013.
- Hakanson, L. 1977. The influence of wind, fetch and water depth on the distribution of sediments in Lake Vanern, Sweden. Can. J. Earth Sci. 14: 397-412.
- Hall, D.J., E.E. Werner, J.F. Gilliam, G.G. Mittlebach, D. Howard, C.G. Doner, J.A. Dickerman, et A.J. Stewart. 1979. Diel foraging behavior and prey selection in the golden shiner (Notemigonus crysoleucas). J. Fish. Res. Board Can. 36: 1029-1039.
- Hanson, J.M., et W.C. Leggett. 1982. Empirical prediction of fish biomass and yield. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 257-263.
- Hanson, J.M., et R.H. Peters. 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrozoobenthos biomass in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 439-445.
- Hansson, S. 1985. Local growth differences in perch (Perca fluviatilis) in a Baltic archipelago. Hydrobiologia 121: 3-10.
- Harvey, H.H., et J.M. McArdle. 1986. Composition of the benthos in relation to pH in the LaCloche lakes. Water Air Soil Pollut. 30: 529-536.
- Hayes, F.R. 1957. On the variation in bottom fauna and fish yield in relation to trophic level and lake dimensions. J. Fish. Res. Board Can. 14: 1-32.
- Helfman, G.S. 1979. Fish attraction to floating objects in lakes, p. 49-57. In D.L. Johnson and R.A. Stein [eds.] Response of fish to habitat structure in standing water. N. Central Div. Amer. Fish. Soc. Spec. Publ. 6.
- Holmes, R.W. 1970. The Secchi disk in turbid coastal waters. Limnol. Oceanogr. 15: 688-694.

- Hoyer, M.V., et J.R. Jones. 1983. Factors affecting the relation between phosphorus and chlorophyll a in midwestern reservoirs. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 192-199.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. J. Fish Biol. 17: 411-429.
- Jackson, D.A., H.H. Harvey, et K.M. Somers. 1990. Ratios in aquatic sciences: statistical shortcomings with mean depth and the morphoedaphic index. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1788-1795.
- Jenkins, R.M., et D.I. Morais. 1971. Reservoir sport fishing effort and harvest in relation to environmental variables. Am. Fish. Soc. Spec. Publ. 8: 371-384.
- Johnson, J.H., et N.H. Ringler. 1980. Diets of juvenile coho salmon (Oncorhynchus kisutch) and steelhead trout (Salmo gairdneri) relative to prey availability. Can. J. Zool. 58: 553-558.
- Johnson, M.G. 1974. Production and productivity, p. 46-64. In R.O. Brinkhurst [ed.] The benthos of lakes. MacMillan Press, London.
- Jones, J.R., et M.V. Hoyer. 1982. Sportfish harvest predicted by summer chlorophyll a concentration in midwestern lakes and reservoirs. Trans. Am. Fish. Soc. 111: 176-179.
- Jupp, B.P., et D.H.N. Spence. 1977. Limitations on macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven: I. Effects of phytoplankton. J. Ecol. 65: 175-186.
- Kajak, Z. 1988. Considerations on benthos abundance in freshwaters, its factors and mechanisms. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 73: 5-19.
- Kalff, J., et R. Knoechel. 1978. Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 475-495.
- Keast, A., et L. Welsh. 1968. Daily feeding periodicities, food uptake rates, and dietary changes with hour of day in some lake fishes. J. Fish. Res. Board Can. 25: 1133-1144.

- Lammens, E.H.R.R., H.W. De Nie, J. Vijverberg, et W.L.T. Van Densen. 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (Abramis brama) and eel (Anguilla anguilla) mediated by predation of smelt (Osmerus eperlanus) on Daphnia hyalina. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1342-1351.
- Larsen, W.A., et S.J. McCleary. 1972. The use of partial residual plots in regression analysis. Technometrics 14: 781-790.
- Lehman, J.T. 1986. The goal of understanding in limnology. Limnol. Oceanogr. 31: 1160-1166.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, Salvelinus fontinalis, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 999-1009.
- Magnan, P. 1989. The impact of cyprinid and catostomid introductions on brook charr, Salvelinus fontinalis, populations: a review. Physiol. Ecol. Japan Spec. Vol. 1: 337-356.
- Magnan, P., et G.J. Fitzgerald. 1982. Resource partitioning between brook trout (Salvelinus fontinalis Mitchill) and creek chub (Semotilus atromaculatus Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Quebec. Can. J. Zool. 60: 1612-1617.
- Marshall, T.R., et P.A. Ryan. 1987. Abundance patterns and community attributes of fishes relative to environmental gradients. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44(Suppl. 2): 198-215.
- Martin, N.V. 1966. The significance of food habits on the biology, exploitation, and management of Algonquin Park, Ontario, lake trout. Trans. Am. Fish. Soc. 95: 415-422.
- Matuszek, J.E. 1978. Empirical predictions of fish yields of large North American lakes. Trans. Am. Fish. Soc. 107: 385-394.

- Matuszek, J.E., et G.L. Beggs. 1988. Fish species richness in relation to lake area, pH, and other abiotic factors in Ontario lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1931-1941.
- Mills, E.L., J.L. Confer, et D.W. Kretchmer. 1986. Zooplankton selection by young yellow perch: The influence of light, prey density, and predator size. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 716-725.
- Mittlebach, G.G. 1981a. Foraging efficiency and body size: A study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology 62: 1370-1386.
- Mittlebach, G.G. 1981b. Patterns of invertebrate size and abundance in aquatic habitats. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 896-904.
- Montgomery, D.C., et E.A. Peck. 1982. Introduction to linear regression analysis. John Wiley and Sons Inc., New York, NY. 504 p.
- Naud, M., et P. Magnan. 1988. Diel onshore-offshore migrations in northern redbelly dace, Phoxinus eos (Cope), in relation to prey distribution in a small oligotrophic lake. Can. J. Zool. 66: 1249-1253.
- Nicholls, K.H., et P.J. Dillon. 1978. An evaluation of phosphorus-chlorophyll-phytoplankton relationships for lakes. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 63: 141-154.
- Northcote, T.G., et P.A. Larkin. 1956. Indices of productivity in British Columbia lakes. J. Fish. Res. Board Can. 13: 515-540.
- O'Brien, W.J., N.A. Slade, et G.L. Vinyard. 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (Lepomis macrochirus). Ecology 57: 1304-1310.
- Oglesby, R.T. 1977a. Phytoplankton summer standing crop and annual productivity as functions of phosphorus loading and various physical factors. J. Fish. Res. Board Can. 34: 2255-2270.

- Oglesby, R.T. 1977b. Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors. J. Fish. Res. Board Can. 34: 2271-2279.
- Oglesby, R.T., J.H. Leach, et J. Forney. 1987. Potential Stizostedion yield as a function of chlorophyll concentration with special reference to Lake Erie. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44(suppl.2): 166-170.
- Okland, J., et K.A. Okland. 1986. The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams. Experientia 42: 471-486.
- Osenberg, C.W., et G.G. Mittlebach. 1989. The effects of body size on predator-prey interaction between pumpkinseed sunfish and gasteropods. Ecol. Monogr. 59: 405-432.
- Pace, M.L. 1984. Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus - chlorophyll a relationship. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1089-1096.
- Pennak, R.W. 1953. Fresh-water invertebrates of the United States. The Ronald Press Company, New York, NY. 769 p.
- Persson, L. 1987. The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch, Perca fluviatilis. Oikos 48: 148-160.
- Persson, L., et S. Diehl. 1990. Mechanistic individual-based approaches in the population/community ecology of fish. Ann. Zool. Fennici 27: 165-182.
- Persson, L., et L.A. Greenberg. 1990. Optimal foraging and habitat shift of perch (Perca fluviatilis) in a resource gradient. Ecology 71: 1699-1713.
- Peters, R.H. 1986. The role of prediction in limnology. Limnol. Oceanogr. 31: 1143-1159.
- Plante, C., et J.A. Downing. 1989. Production of freshwater invertebrate populations in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 1489-1498.
- Prairie, Y.T., C.M. Duarte, et J. Kalff. 1989. Unifying nutrient-chlorophyll relationships in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 1176-1182.

- Prepas, E.E., et D.O. Trew. 1983. Evaluation of the phosphorus-chlorophyll relationship for lakes off the Precambrian Shield in western Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 27-35.
- Ranta, E., et K. Lindstrom. 1989. Prediction of lake-specific fish yield. *Fisheries Research*, 8: 113-128.
- Rasmussen, J.B. 1988. Littoral zoobenthic biomass in lakes, and its relationship to physical, chemical, and trophic factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1436-1447.
- Rasmussen, J.B., et J. Kalff. 1987. Empirical models for zoobenthic biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 990-1001.
- Rawson, D.S. 1952. Mean depth and the fish production of large lakes. *Ecology*, 33: 513-521.
- Rawson, D.S. 1955. Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 12: 164-175.
- Rigler, F.H. 1982. The relation between fisheries management and limnology. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 111: 121-132.
- Ringler, N.H. 1983. Variation in foraging tactics of fishes, p.159-171. In D.L.G. Noakes et al. [ed.] *Predators and prey in fishes*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- Roff, J.C., et R.E. Kwiatkowski. 1977. Zooplankton and zoobenthos communities of selected northern Ontario lakes of different acidities. *Can. J. Zool.* 55: 899-911.
- Rosen, R.A. 1981. Length-dry weight relationships of some freshwater zooplanton. *J. Freshwater Ecol.* 1: 225-229.
- Rounsefell, G.A. 1946. Fish production in lakes as a guide for estimating production in proposed reservoirs. *Copeia*, 1: 29-40.

- Ryan, P.M., et H.H. Harvey. 1977. Growth of rock bass, Ambloplites rupestris, in relation to the morphoedaphic index as an indicator of an environmental stress. J. Fish. Res. Board Can. 34: 2079-2088.
- Ryder, R.A. 1965. A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. Trans. Am. Fish. Soc. 94: 214-218.
- Ryder, R.A. 1982. The morphoedaphic index. Use, abuse, and fundamental concepts. Trans. Am. Fish. Soc. 111: 154-164.
- Ryder, R.A., S.R. Kerr, K.H. Loftus, et H.A. Regier. 1974. The morphoedaphic index, a fish yield estimator: review and evaluation. J. Fish. Res. Board Can. 31: 663-688.
- Savino, J.F., et R.A. Stein. 1989a. Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. Anim. Behav. 37: 311-321.
- Savino, J.F., et R.A. Stein. 1989b. Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation. Environ. Biol. Fish. 24: 287-293.
- Schindler, D.W., E.J. Fee, et T. Ruzsyczynski. 1978. Phosphorus input and its consequences for phytoplankton standing crop and production in the experimental lakes area and in similar lakes. J. Fish. Res. Board Can. 35: 190-196.
- Schlesinger, D.A., et H.A. Regier. 1982. Climatic and morphoedaphic indices of fish yields from natural lakes. Trans. Am. Fish. Soc. 111: 141-150.
- Schlesinger, D.A., et H.A. Regier. 1983. Relationship between environmental temperature and yields of subarctic and temperate zone lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1829-1837.
- Schneider, D., et R.L. Haedrich. 1989. Prediction limits of allometric equations: a reanalysis of Ryder's morphoedaphic index. Can. J. Fish. Aquat. sci. 46: 503-508.

- Schoener, T.W. 1986. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? *Amer. Zool.* 26: 81-106.
- Smith, V.H. 1982. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1101-1112.
- Tabachnick, B.G., et L.S. Fidell. 1983. Using multivariate statistics. Harper and Rows Publishers, New York, NY. 509 p.
- Taylor, W.W., M.A. Smale, et M.H. Freeberg. 1987. Biotic and abiotic determinants of lake whitefish (Coregonus clupeaformis) recruitment in northeastern Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44(suppl.2): 313-323.
- Tremblay, S., et P. Magnan. 1991. Interactions between two distantly related species; brook charr, Salvelinus fontinalis, and white sucker, Catostomus commersoni. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: (sous presse).
- Trippel, E.A., et H.H. Harvey. 1987. Abundance, growth, and food supply of white suckers (Catostomus commersoni) in relation to lake morphometry and pH. *Can. J. Zool.* 65: 558-564.
- Vollenweider, R.A. 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 33: 53-83.
- Ware, D.M. 1973. Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (Salmo gairdneri). *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 787-797.
- Werner, E.E., et J.F. Gilliam. 1984. The ontogenic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393-425.
- Werner, E.E., et D.J. Hall. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (Lepomis macrochirus). *Ecology* 55: 1042-1052.
- Werner, E.E., et D.J. Hall. 1976. Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. *Science* 191: 404-406.

- Werner, E.E., G.G. Mittlebach, D.J. Hall, et J.F. Gilliam. 1983. Experimental tests of optimal habitat use in fish: The role of relative habitat profitability. *Ecology* 64: 1525-1539.
- Yan, N.D. 1986. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass in nutrient-poor Canadian Shield lakes. *Can. J. Fish. Aquat.Sci.* 43:788-796.
- Youngs, W.D., et D.G. Heimbuch. 1982. Another consideration of the morphoedaphic index. *Trans. Am. Fish. Soc.* 111: 151-153.